УДК [595.796+595.764].591.185.1

Л. И. Францевич, В. В. Золотов

ОРИЕНТАЦИЯ НАСЕКОМЫХ НА СКЛОНАХ: ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ОПТИЧЕСКИХ СТИМУЛОВ И СИЛЫ ТЯЖЕСТИ

Свет и сила тяжести — важнейшие ориентирующие стимулы для животных. Их взаимодействие исследовали для реакций основной ориентации и менотаксиса. Основной ориентацией (базотаксисом) называется поддержание постоянного положения или направления локомоции, в котором ось тела параллельна вектору ориентирующего поля. Н. Яги (Yagi, 1927), освещая сбоку палочников, ползущих вверх по вертикальной стене, обнаружил, что они выбирают направление, промежуточное между направлением к свету и направлением вверх. Компромиссная основная ориентация по свету и силе тяжести была затем исследована на тех же палочниках, саранче и рыжих лесных муравьях (обзор: Францевич, 1980).

Модель взаимодействия оптического и гравитационного стимулов была выдвинута Э. Ф. Хольстом. Он предложил, что в стационарном состоянии у животных алгебраически суммируются и взаимно уравновешиваются команды основной ориентации по свету и силе тяжести; каждая регулирующая команда прямо пропорциональна синусу угла отклонения от основного направления и прямо зависит от интенсивности стимула (v. Holst, Kaiser, Roebig, Göldner, 1950).

Менотаксисом называется поддержание произвольно постоянного угла между осью тела и направлением ориентирующего стимула. Сохранение менотаксического угла в разных по физической природе ориентирующих полях называется транспонированием. При искусственном освещении в плоскости сота и наклоне сота пчелы избирают промежуточное направление танца между направлениями, определенными по свету и по силе тяжести (Edrich, 1972; Фриш, 1980).

Открытие явления транспонирования на пчелах стимулировало серию исследований транспонирования у других членистоногих. Оказалось, что самые разные насекомые на вертикальной стенке идут косо под тем же углом к вертикали, под каким они шли к горизонтальному лучу света на горизонтальной плоскости (обзор: Францевич, 1980). Исследование базо- и менотаксисов позволило установить, что угол отклонения измеряется его синусом, реже — суммой двух первых гармоник или его тангенсом; кроме того, регулирующие команды прямо пропорциональны синусу угла наклона поверхности. Имеются, однако, насекомые, у которых менотаксические реакции инвариантны к интенсивности стимула (метатаксис). Метагеотаксис известен у медоносных пчел (Horn, 1975).

Описанные выше опыты ставились при независимом предъявлении оптических и гравитационного стимулов. Как ведет себя животное в естественной обстановке, где эти стимулы самой природой поставлены в строго определенную взаимосвязь? Достаточно ли измерять углы их синусами и линейно складывать регулирующие команды?

Мы исследовали ориентацию насекомых в самой обычной ситуации — при преодолении препятствий и неровностей рельефа. В отличие от человека, насекомое, идя по склону, не может стабилизировать положения головы в пространстве. Поэтому все ориентиры существенно перемещаются в поле зрения насекомого. Несмотря на это, насекомые сохраняют курс, близкий к компасному. Ниже мы подробнее рассмотрим условия ориентации на склонах, сравним поведение насекомых с несколькими гипотезами, высказанными на основании имеющихся сведений о взаимодействии света и тяжести и оценим сложность задачи поддержания компасного курса на склоне без стабилизации положения органов зрения.

Материал и методика. Для опытов были выбраны насекомые с высоким уровнем мотивации для прямолинейного пешего движения к гнезду, которое обеспечивается зрительной ориентацией: жуки-кравчики *Lethrus apterus* Laxm. (Францевич, Мокрушов, Золотов, 1975), муравьи *Formica rufa* L. и *Formica cinerea* M. (Длусский, 1967; Кауль, Коптева, 1982). Серия опытов была поставлена на жуках-навозниках *Geotrupes stercorarius* L., которые также имеют склонность идти по прямой (Birukow, 1954).

На тропе у муравьев *F. rufa* выравнивали площадку и устанавливали на ней под произвольным углом к тропе платформу, состоящую из горизонтальной плоскости и двух наклонных, для спуска и подъема, с фиксированным углом наклона (рис. 1). На границах плоскостей были нанесены шкалы, по которым протоколировались маршруты движения насекомых; учитывали муравьев, проходивших участки платформы без остановок и поворотов. Точность учета углов $\pm 3°$.

На платформе был смонтирован уровень и солнечные часы, с помощью которых отмечали длину и азимут тени, чтобы вычислить высоту и азимут солнца относительно горизонтальной плоскости платформы. Так как муравьи, знакомые с тропой, неохотно

переходят на чужеродные предметы, то в опытах с *F. cinerea* вместо платформ на тропе выкладывали песчаные валы под фиксированным углом к тропе. На валах и площадках перед ними расчерчивали сетку углов. Точность учета углов ±5°.

Для кравчиков применяли более оперативную методику. Плоскую платформу на рукояти ставили перед жуком сначала наклонно (пользуясь уровнем и шаблоном для установки наклона), а после прохождения половины платформы — горизонтально. Платформа имела шкалу и солнечные часы. На одной из платформ был смонтирован поворотный круг. Если кравчик выходил на этот круг, то его можно было поворачивать на фиксированный угол.

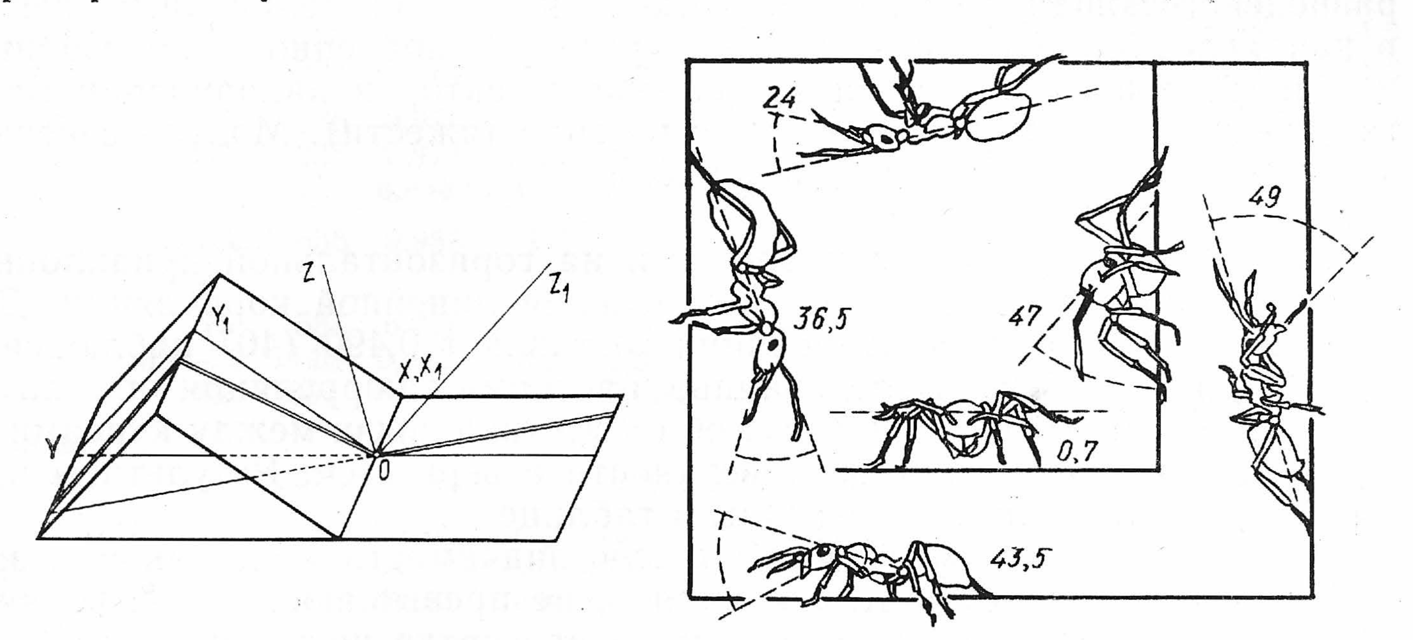


Рис. 1. Модель препятствия. Двойной линией показан компасный курс.

Рис. 2. Средние положения головы у муравьев *Formica rufa* на поверхностях различного наклона (ошибка среднего составляет 0,7—1,7°).

Для регистрации позы головы и муравья в разных плоскостях применяли оптическую скамью, на которой монтировали платформу с указателем зоны съемки и лампу вспышку. Скамью устанавливали так, чтобы тропа муравьев *F. rufa* проходила через платформу. Линии для измерения углов проведены на фотографиях муравьев в профиль — через концы мандибул, шейное сочленение и сочленение стебелька с брюшком, на фотографиях в фас — через глаза и через точки опоры ног. Все опыты ставились в полевых условиях в солнечную погоду. Тропа *F. rufa* проходила под кронами сосен в лесу; тропа *F. cinerea* — в открытом песочном карьере на границе леса и луга.

Данные были обработаны методами статистики угловых наблюдений (Мардиа, 1978). Расчет условий солнечного освещения и отклонений от гипотетических курсов был проведен на ЭВМ М4030.

Гипотезы о законах регулирования. В качестве простой модели склона мы выбрали наклонную плоскость, которая пересекается с горизонтальной плоскостью по линии основания (рис. 1). Направление на оптический ориентир — это проекция радиус-вектора ориентира на соответствующую плоскость. Курсы движения определяются относительно линии основания соответственно в горизонтальной и наклонной плоскостях. Предполагается, что менотаксический курс на горизонтальной плоскости отсчитывается от направления на солнце. Продольная ось тела или поля зрения совпадает с направлением движения. Азимут оптического ориентира в поле зрения или относительно плоскости — это угол соответственно между продольной осью тела или полярной осью, выбранной на данной плоскости и направлением на ориентир.

Проверяются следующие гипотезы о регулировании движения на склоне:

0. Курс на склоне не зависит от направления движения в горизонтальной плоскости.

I. Сохраняется прежний курс относительно линии основания (движение по развертке).

II. Сохраняется компасный курс. Проекция компасного курса на горизонтальную плоскость есть прямолинейное продолжение траектории движения по горизонтальной плоскости.

III. Происходит полное транспонирование. Вместо ориентации по Солнцу насекомое переходит к метатаксической ориентации по силе тяжести и поддерживает прежний менотаксический курс относительно проекции направленной вверх вертикали на плоскость склона.

IV. Сохраняется менотаксический курс относительно направления на Солнце в плоскости склона, или азимут Солнца в поле зрения.

V. Компромиссная ориентация по свету и тяжести выбирается как равнодействующая между оптической командой (единичный вектор в направлении менотаксического курса, установленного по Солнцу) и гравитационной командой (взвешенный вектор в направлении менотаксического курса, установленного по силе тяжести). Модуль взвешенного вектора равен синусу угла наклона.

Результаты. Связь между курсами на горизонтальной и наклонной плоскости обнаруживается при вычислении линейной корреляции. Для кравчиков коэффициент корреляции составляет 0,490 (401 наблюдение, $P_0<0{,}1$ %). У других исследованных насекомых корреляция еще выше. Таким образом, нулевая гипотеза об отсутствии связи между курсами на горизонтальной и наклонной поверхности отвергается. Результаты проверки остальных гипотез показаны в таблице.

Гипотезы I и II имеют наибольшую значимость и одинаковые значения средних векторов. Для наклонов, не превышающих 45°, разница между компасным курсом и курсом по развертке не превышает 10° по абсолютной величине. Мы выделили группу наблюдений с курсами на горизонтальной плоскости в пределах $\pm(30°\div60°)$, для которых различие компасного и разверточного курсов наиболее заметно; однако и в этом случае значения среднего вектора для обеих гипотез различаются только в третьем-четвертом знаке после запятой.

III гипотеза отвергается как статистически несостоятельная. Концентрация курсов относительно гипотетического направления полного транспонирования отсутствует.

IV гипотеза имеет значительную концентрацию курсов относительно гипотетического направления сохранения солнечного азимута. По нашему мнению, наблюдаемое распределение курсов относительно гипотезы IV порождается комбинацией двух независимых причин изменчивости: ошибок ориентации относительно курса по развертке или компасного и ограниченных изменений долготы Солнца при наклонах платформы. В статистике угловых измерений операции сложения дисперсий отвечает операция умножения средних векторов. В опытах с кравчиками, для которых ориентация по Солнцу наиболее вероятна, средний вектор изменения долготы после наклона составил 0,6134 (ему соответствует среднеквадратичное отклонение 60°). Перемножим полученное значение на длину среднего вектора отклонений соответственно от I или II гипотезы: $0{,}6134\times0{,}8962=0{,}5498$; $0{,}6134\times0{,}9064=0{,}5560$. В обоих случаях произведения почти совпадают со значениями среднего вектора отклонений от IV гипотезы (0,5885). Поэтому принимать IV гипотезу в качестве самостоятельной нет необходимости.

Очевидно, что невысокая, но значимая концентрация курсов относительно гипотетического компромиссного направления (V гипотеза) также объясняется ограниченным изменением долготы Солнца при наклоне платформы (при меньшем воздействии сохранения солнечного азимута на гипотетический курс) у насекомых, идущих по развертке или компасным курсом.

При повороте кравчиков, идущих по наклонной плоскости, на 75—90° за полсекунды, 23 жука из 35 испытанных еще во время поворота успевали полностью и без заметной ошибки исправить возмущение (66 %), остальные поворачивались с небольшой пере- или недокомпенсацией (до 20°). Средний курс после поворота отклонялся от первоначального на 2° (перекомпенсация, $r=0{,}9904$, $\delta=\pm8°$).

Проверка гипотез о механизмах управления ориентацией

Вид	Угол накло-на, °	n	Значения статистических параметров для гипотез I		II		III		IV		V	
			r	δ	r	δ	r	δ	r	δ	r	δ
Geotrupes stercorarius	30	61	0,930	—2,1	0,933	—2,1	0,103	—	0,911	4,2	0,779	3,7
	45	80	0,954	6,1	0,958	4,8	0,176	—	0,905	10,8	0,699	—12,4
Lethrus apterus	30	188	0,916	0,1	0,919	0,2	0,137	—	0,756	—1,7	0,596	—1,9
	45	208	0,879	—0,5	0,895	—1,8	0,124	—	0,451	13,8	0,315	19,9
Formica rufa	15	585	0,976	—0,1	0,976	—0,1	0,022	—	0,940	—0,4	0,887	—0,4
	30	235	0,974	—3,6	0,974	—6,0	0,156	—	0,857	—4,1	0,651	—3,3
	45	319	0,938	0,7	0,936	—0,5	0,030	—	0,672	28,1	0,446	25,9
F. cinerea	30 и 35	656	0,953	1,3	0,949	2,0	0,009	—	0,751	2,3	0,540	1,5
Все виды	15	585	0.976	—0,1	0,976	—0,1	0,022	—	0,940	—0,4	0,887	—0,4
	30—35	1140	0,947	—0,1	0,947	—0,2	0,039	—	0,782	0,3	0,586	—0,1
	45	607	0,919	1,1	0,924	—0,2	0,054	—	0,621	21,3	0,420	16,5
Все виды и наклоны		2332	0,948	0,2	0,948	—0,2	0,026	—	0,771	4,4	0,615	2,8

Обозначения: n — количество учетов; r — длина среднего вектора; δ — отклонение направления среднего вектора от гипотетического, в градусах; полужирным выделены значения r и δ статистически значимые на 5 %-ном уровне.

Отмечены небольшие (до 4—15°) различия между курсами подъема и спуска. Они, вероятно, связаны с преодолением технических трудностей движения по склонам с разным опорным грунтом. Регистрация положения головы у 223 особей *F. rufa* показала, что голова не сохраняет неизменного положения относительно тела при наклонах тела в пространстве, а слегка поворачивается в сторону стабилизации горизонтального направления взора (рис. 2). Компенсация составляет около 40 % в плоскости крена и 7—10 % в плоскости тангажа. Может быть в меньшей мере положение головы компенсируется у *Geotrupes*; у кравчиков компенсация незаметна.

Обсуждение. Изложенные выше данные показывают, что насекомые, преодолевая неровности рельефа, идут курсом, близким к оптимальному компасному. Выбор курса на наклонной поверхности, как показали опыты с поворотным кругом,— это результат активного регулирования направления движения по внешним ориентирам, а не простое продолжение движения по инерции. Сложность задачи поддержания компасного курса состоит в том, что с изменением наклона опорной поверхности все оптические ориентиры в поле зрения насекомого перемещаются, и новый курс надо определять относительно новых положений оптических ориентиров.

Между наклоном поверхности, курсом на ней и положением ориентира в поле зрения существует строгая геометрическая взаимосвязь. Общепринятые представления о поддержании азимутов на ориентиры при горизонтальной локомоции и о транспонировании азимута на оптический ориентир в азимут относительно силы тяжести не учитывают этой взаимосвязи и, как мы убедились, не соответствуют реальным фактам ориентации на наклонных поверхностях.

Преодолевая склоны, жуки не стабилизируют положения головы в плоскости горизонта, а муравьи делают это лишь частично. Изменение положения головы помогает муравьям измерить направление силы тяжести (Markl, 1963), но пожалуй, еще больше осложняет задачу ориентации, так как теперь надо учитывать и наклон тела в поле силы тяжести, и положение головы относительно тела. Так как поле зрения не стабилизируется в пространстве оптико-механическими средствами,

насекомым остается моделировать такую стабилизацию в своей центральной нервной системе, с помощью взаимодействия между нейронами. Можно представить себе два основных пути взаимодействий:

1. Взаимодействие между центральными проекциями органов чувств, в которых активируются рецептивные поля нейронов, измеряющих направление действия стимулов. У членистоногих известны нейроны со свойствами пространственного постоянства. У них из морфологически заложенных связей со всей проекцией органа чувств в каждый данный момент активирована лишь относительно небольшая часть связей под влиянием проприоцептивных органов чувств (Рожкова, Полищук, 1976) или органа гравитации (Wiersma, 1970). В нашем случае ориентация происходит в трехмерном пространстве, и поэтому на основании показаний органа гравитации в проекции сетчатки должны быть определены положения трех ортогональных осей пространственно-постоянного поля зрения (константного нервного экрана, по Зенкину, Петрову, 1979), или положения не менее трех составляющих другого векторного разложения. Если отображения пространства поля силы тяжести на пространство поля зрения для определения пространственно-константной вертикальной оси достаточно просто (точке в глобусе направлений силы тяжести соответствует диаметрально противоположная точка в глобусе поля зрения), то такие же отображения для пространственно-константных продольной и поперечной осей оказываются необычайно сложными. Интерпретация соответствующих связей между гравитационными и зрительными центрами может оказаться трудной задачей для морфолога или физиолога.

2. Взаимодействие между нейронами с большими рецептивными полями, которые кодируют пространственное направление оптического (Золотов, 1982) или гравитационного стимула. Активность каждого нейрона эквивалентна одной из составляющих, описывающих вектор направления. Математический анализ показал, что составляющие нужного положения оптического ориентира в поле зрения для поддержания компасного курса связаны с составляющими эталонного положения ориентира при движении по горизонтальной поверхности и с составляющими вектора силы тяжести весьма сложными, нелинейными отношениями. Трудно себе представить, как нелинейные взаимодействия такой сложности моделируются в нервной системе насекомого. Так или иначе, но насекомые решают эту задачу в среднем верно.

Длусский Г. М. Муравьи рода Формика.— М. : Наука, 1967.— 236.

Зенкин Г. М., Петров А. П. О механизмах константности зрительного восприятия пространства // Сенсорные системы : Механизмы зрения.— Л. : Наука, 1979.— С. 25—39.

Золотов В. В. Пространственная организация рецептивных полей светочувствительных нейронов брюшной цепочки насекомых // Журн. эволюц. биохимии и физиологии.— 1982.— **18**, № 4.— С. 366—372.

Кауль Р. М., Коптева Г. А. Ночная ориентация муравьев Formica rufa (Hymenoptera, Formicidae) при движении на тропах // Зоол. журн.— 1982.— **61**, вып. 9.— С. 1351—1359.

Мардиа К. Статистический анализ угловых наблюдений.— М. : Наука, 1978.— 240 с.

Рожкова Г. И., Полищук И. А. Исследование механизма константного отображения положения источника звукового сигнала нейронами церкальной системы сверчка // Биофизика.— 1976.— **21**, № 4.— С. 725—729.

Францевич Л. И. Зрительный анализ пространства у насекомых.— Киев : Наук. думка, 1980.— 288 с.

Францевич Л. И., Мокрушов П. А., Золотов В. В. Астроориентация у кравчика Lethrus apterus Laxm. (Coleoptera, Scarabaeidae) // Журн. общ. биологии.— 1975.— **36**, № 1.— С. 61—65.

Фриш К. Ф. Из жизни пчел.— М. : Мир, 1980.— 216 с.

Birukow G. Photogeomenotaxis bei Geotrupes silvaticus Panz. und ihre zentralnervöse Koordination // Z. vergl. Physiol.— 154.— **36**, N 2.— S. 176—211.

Edrich W. Interaction of light and gravity in the waggle dance of honey bees // Anim. Behav.— 1972.— **25**, N 2.— P. 342—363.

Holst E. V., Kaiser H., Roebig G., Göldner G. Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen // Z. vergl. Physiol.— 1950.— **32**, N 1.— S. 60—120.

Horn E. Mechanisms of gravity processing by leg and abdominal gravity receptors in bees // J. Insect. Physiol.— 1975.— **21**, N 3.— P. 673—679.
Markl H. Bristle fields: gravity receptors of some Hymenoptera // Nature, London.— 1963.— **198**, N 4876.— P. 173—175.
Wiersma C. A. G. Neuronal components of the optic nerve of the crab, Carcinus maenas // Proc. Kon. Ned. Acad. Wetensch. C.— 1970.— **73**, N 1.— P. 25—34.
Yagi N. Phototropism of Dixippus morosus // J. Gen. Physiol.— 1927.— **11**, N 3.— P. 297—303.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР
Получено 25.04.84

УДК 597.6:591.543.4

И. М. Панченко

СЕЗОННАЯ АКТИВНОСТЬ ЗЕМНОВОДНЫХ ЮГО-ВОСТОКА МЕЩЕРЫ

Работа выполнена в 1971—1980 гг. в юго-восточной части Мещерской низменности на территории Окского заповедника. Здесь в пойме р. Оки в 1971 г. заложена стационарная пробная площадь (23,5 га) по изучению земноводных. В стационар входят участки дубравы, луга и четыре нерестовых водоема амфибий (общая площадь 6 га), существующие в основном за счет полой воды и атмосферных осадков. Глубина их не превышает 70—150 см. В сухие годы водоемы сильно мелеют, а самый мелководный из них, Большие Сады, пересыхает. Реакция воды во всех водоемах кислая. За период размножения и развития земноводных pH воды изменяется от 6,5 до 5,8 и ниже.

В заповеднике обитают 10 видов амфибий: обыкновенный (*Trilurus vulgaris* L.) и гребенчатый (*T. cristatus* Laur.) тритоны, краснобрюхая жерлянка (*Bombina bombina* L.), обыкновенная чесночница (*Pelobates fuscus* Laur.), зеленая (*Bufo viridis* Laur.) и серая (*B. bufo* L.) жабы, озерная (*Rana ridibunda* Pall.), прудовая (*R. lessonae* Cam.), остромордая (*R. arvalis* Nilss.) и травяная (*R. tempararia* L.) лягушки. В районе стационара отсутствует зеленая жаба и малочисленны озерная и травяная лягушки.

Весеннее появление. Массовое пробуждение половозрелых остромордых лягушек, тритонов обоих видов и чесночницы отмечено при максимальной суточной температуре 10—11 °С. Почти одновременно с ними появляется серая жаба. С установлением температурного максимума 15—16° пробуждаются взрослые жерлянки и неполовозрелые остромордые лягушки, чесночницы, тритоны. Последними появляются молодые и взрослые прудовые лягушки и годовики жерлянки (табл. 1). У лягушек, жерлянок и чесночниц в первом потоке значительно преобладают самцы. Первыми появляются физиологически более сильные

Таблица 1. Сроки пробуждения земноводных поймы р. Оки в 1971—1980 гг.

Вид	Возрастная группа	Дата первой встречи		Дата массового появления	
		M	lim.	M	lim.
Остромордая лягушка	взрослые	10.04	1—23.04	12.04	3—34.04
	молодые	14.04	2—26.04	19.04	4.04—3.05
Гребенчатый тритон	взрослые	11.04	3—21.04	13.04	4—23.04
	молодые	18.04	3—28.04	21.04	5.04—3.05
Обыкновенный тритон	взрослые	11.04	4—23.04	14.04	4—23.04
	молодые	16.04	4.04—1.05	17.04	4.04—1.05
Обыкновенная чесночница	взрослые	12.04	3—24.04	14.04	4—24.04
	молодые	16.04	4—30.04	22.04	10.04—4.05
Серая жаба	взрослые	14.04	4—28.04	15.04	5—28.04
	молодые	30.04	—	30.04	26.04—8.05
Краснобрюхая жерлянка	взрослые	16.04	7—26.04	19.04	9.04—3.05
	молодые	19.04	10.04—4.05	28.04	12.04—10.05
Прудовая лягушка	взрослые	17.04	4—29.04	24.04	9.04—8.05
	молодые	24.04	10.04—7.05	30.04	11.04—12.05